

M. Mer fait à la Société la communication suivante :

DE L'HYDROTROPISME DES RACINES, par M. E. MER.

Le nom d'*hydrotropisme* a été donné à la tendance bien connue que possèdent les racines placées entre deux milieux, dont l'un est humide et l'autre presque sec, de se diriger vers le premier. Cette faculté a été regardée comme assez puissante pour contrebalancer le géotropisme et, dans certains cas, l'emporter sur lui. Les expériences qui ont été faites à ce sujet peuvent être divisées en deux catégories. Dans les unes (Johnson, Knight, Sachs, etc.), les racines, placées dans un substratum humecté (terre ou mousse) étaient disposées de manière à ne pouvoir obéir au géotropisme qu'à la condition de pénétrer dans un air peu humide, assez cependant pour prévenir leur dessiccation. Cette condition était généralement réalisée en renversant le vase de forme variée, dans lequel végétait la plante, au-dessus d'un récipient renfermant un peu d'eau. On voyait alors les racines s'infléchir à la surface du sol, au lieu de pénétrer verticalement dans l'espace vide, au-dessus duquel elles se trouvaient. Dans les autres expériences (M. Duchartre), les conditions étaient interverties.

Les racines se trouvaient dans une terre peu mouillée, tandis que l'air ambiant était au contraire maintenu humide, à l'aide d'une cloche imbibée d'eau. Alors certaines d'entre elles déviaient de la direction verticale pour en suivre une plus ou moins oblique ou horizontale; quelques-unes même sortaient de terre pour pénétrer dans l'air. Plusieurs expérimentateurs cependant (Duhamel, Dutrochet) n'avaient pas constaté les mêmes faits. Opérant avec des racines assez vigoureuses et d'assez grandes dimensions (Haricot, Chêne), ils les avaient vues descendre verticalement dans un air même peu humide. D'autre part, Knight avait remarqué qu'en mouillant sur toute la périphérie les racines qui rampaient à la surface inférieure des pots immergés, elles reprenaient leur tendance à la verticalité.

J'ai répété ces expériences, j'en ai entrepris de nouvelles, mais tous ces faits me paraissent comporter une explication plus naturelle que celle qui en a été donnée.

Tout d'abord il y a lieu de remarquer que ce sont principalement les racines latérales ou les racines grêles, peu vigoureuses, qui paraissent ainsi obéir à l'hydrotropisme. Si l'on met en expérience des racines douées d'une végétation active et d'assez grandes dimensions, telles que celles des plantes bulbeuses et surtout de l'*A. Cepa*, on remarque que, même en

pénétrant dans un air presque sec, elles ne dévient pas de la verticale (1). C'est ce qui explique les résultats obtenus par Duhamel et Dutrochet. Si l'on renverse au contraire un pot renfermant de petites racines, on voit celles-ci, dès que leur pointe dépasse le sol, se replier, ramper à la surface de ce dernier, s'y maintenir accrochées par de nombreux poils radicaux, et parfois même y pénétrer plus ou moins. Cette différence dans la manière de se comporter des diverses racines, suivant leur vigueur, provient de ce que le géotropisme de ces organes diminue en même temps que leur allongement. Lorsque celui-ci descend au-dessous d'une certaine limite, le géotropisme disparaît, et la racine, en vertu de sa rigidité, continue à croître lentement dans la direction où elle se trouvait à ce moment. C'est ce que prouvent les expériences suivantes :

α. Si l'on fait germer une graine de Lentille à la surface de terreau ou de sable tassé au fond d'une assiette et peu arrosé, le tout recouvert d'une cloche, la radicule n'ayant que peu d'eau à sa disposition, s'allonge faiblement et ne parvient pas à pénétrer dans le sol. Elle rampe à la surface ou s'en écarte plus ou moins pour ne le toucher que par la pointe. Les radicelles qui en naissent ont également un allongement très faible, sont épaisses et tortueuses, couvertes de poils radicaux; quelques-unes même croissent dans toutes les directions. Mais lorsque, par suite des progrès de la végétation, celles qui se dirigeaient de haut en bas ont fini par arriver en contact avec le sol, elles y absorbent de l'eau et communiquent ainsi plus de vigueur à l'ensemble du système radical. Aussi s'y enfoncent-elles rapidement. A partir de ce moment, la radicule y pénètre aussi. Sans doute on doit attribuer en partie ce fait à ce qu'elle se trouve consolidée par la fixation des radicelles, condition dont l'importance a été établie par M. Durand (2). Mais ce qui montre que l'absorption d'eau, en activant la croissance, développe aussi le géotropisme, c'est que les radicelles qui se trouvaient dirigées plus ou moins obliquement, de même que celles qui prennent ensuite naissance sur la partie de la radicule placée dans l'air humide, se dirigent maintenant de haut en bas, grandissent plus rapidement, sont plus minces, plus effilées et plus glabres. C'est seulement quand elles arrivent au contact du sol que leur allongement se trou-

(1) On peut me faire l'objection suivante : L'hydrotropisme est une tendance très faible qui ne se décèle plus lorsque le géotropisme est assez énergique. Montrer par conséquent que les racines douées d'un puissant géotropisme n'obéissent pas à l'hydrotropisme, cela prouve seulement que cette dernière force est annulée par l'autre et non qu'elle n'existe pas. Je répondrai à cette objection que, pour mettre en évidence une propriété particulière des racines à se courber vers le milieu le plus humide, même à distance, il faudrait des expériences plus précises et plus délicates que celles qui ont été faites jusqu'ici. Les résultats qui ressortent de ces expériences peuvent en effet, et c'est la seule prétention que j'ai en ce moment, s'expliquer par les règles ordinaires de la croissance chez les racines.

(2) *Annales sciences naturelles*, 3<sup>e</sup> série, t. III (1845), p. 210-230.

vant momentanément ralenti, elles s'épaississent un peu au-dessus de la pointe et se couvrent de poils en cet endroit.

Si, au lieu d'opérer dans un sol peu mouillé, on l'arrose suffisamment, la radicule y pénètre bien plus vite, parce que, absorbant plus d'eau par la pointe, son accroissement est plus rapide. Le résultat est le même si le substratum, au lieu d'être tassé, est maintenu meuble, et cela, sans qu'il soit nécessaire de le mouiller davantage. Une cause supplémentaire intervient alors. La radicule, rencontrant une moindre résistance, s'insinue entre les particules de terre les plus superficielles. Non seulement elle y puise de l'eau par une plus grande surface que si elle ne le touchait que par l'extrême pointe, ce qui augmente sa vigueur, mais encore les poils radicaux qui se développent, adhérant à toutes les particules qu'ils rencontrent, consolident ainsi la radicule et lui permettent de s'étendre plus loin dans la même direction, l'empêchant de pivoter sur elle-même, ainsi que cela arrive quand elle n'est pas fixée. De plus, par l'absorption considérable d'eau dont ils sont le siège, ils développent encore la végétation de l'organe. Ils remplissent donc ici non seulement un rôle absorbant, mais encore un rôle fixateur dont l'importance ne me paraît pas avoir jusqu'à présent été suffisamment reconnue.

$\beta$ . Lorsque l'allongement des racines est sur le point de s'arrêter pour une cause quelconque, telle que dans certains cas le passage d'un milieu dans un autre, la pointe ne reste pas verticale, mais se recourbe assez souvent plus ou moins.

$\gamma$ . Lorsqu'on immerge une radicule de Lentille venant d'entrer en germination, cet organe, pendant les premiers jours, n'a qu'un faible accroissement et devient sinueux. C'est seulement un peu plus tard, lorsqu'il s'est habitué à son nouveau milieu, que l'allongement étant plus rapide, il devient rectiligne.

Les faits précédents permettent d'expliquer les divers résultats que l'on a attribués à l'hydrotropisme.

Prenons l'exemple le plus simple, celui d'une plante qui a végété quelque temps dans un vase qu'on renverse ensuite. Les radicelles enterrées vont se recourber en vertu du géotropisme, et prendre une direction opposée à celle qu'elles avaient primitivement. Celles d'entre elles qui arrivent à la surface du sol et qui sont grêles, se trouvant dans un air relativement sec, vont, par suite du manque d'eau, ralentir leur allongement. Il en résulte que non seulement leur géotropisme est considérablement diminué, mais que, précisément à cause de ce ralentissement dans la croissance, des poils radicaux larges et nombreux apparaissent bientôt à une faible distance de la pointe, ces poils vont se fixer sur les particules de terre et y maintiendront appliquées les racines. Celles-ci absorbant alors un peu d'eau, tant par leur face en contact avec le sol que par leurs poils, vont

continuer à croître lentement à la surface de la terre. Mais si les radicelles sont humectées aussi bien sur le côté qui se trouve à l'air que sur celui qui touche le sol, ainsi que cela s'est présenté dans l'une des expériences de Knight, la verticalité reparaît, parce que la quantité d'eau absorbée étant plus considérable, la végétation devient plus active. Si au contraire la racine est vigoureuse et l'air ambiant suffisamment humide pour qu'elle ne s'y dessèche pas, sa direction ne cesse pas d'être verticale. C'est ce qui arrive en général pour les radicules dont l'accroissement est plus rapide que celui des radicelles.

C'est ce qui arrive même pour celles-ci, quand leur végétation est active, ainsi que cela a lieu pour les plantes bulbeuses et notamment l'*A. Cepa*. Dans ce cas, le ralentissement de la croissance, même dans l'air humide, étant peu considérable, des poils n'apparaissent pas (1).

Dans les expériences où les radicelles habitent un sol peu mouillé, l'air ambiant étant au contraire humide, ces organes, n'absorbant qu'une quantité d'eau insuffisante, n'ont qu'un faible allongement et leur géotropisme devient presque nul (2). Elles continuent à croître lentement dans leur direction initiale, grâce à la faible quantité d'eau dont sont humectées, par suite de la condensation, les couches du sol les plus superficielles. Ainsi, tandis que les unes restent à la surface, les autres sortent même de terre. Quant aux racines adventives qui naissent sur la tige un peu au-dessus de terre, ainsi que cela se présentait dans les expériences de M. Duchartre, leur croissance ne saurait être très active, puisqu'elles ne se trouvent en contact avec l'eau que par la faible quantité qui, par condensation, se dépose à leur surface. C'est surtout dans ces racines que le géotropisme doit être faible, et l'on conçoit dès lors que, poursuivant leur direction première, en vertu de leur rigidité, elles s'allongent horizontalement (3).

(1) Les poils cependant prennent naissance quand la provision d'eau et de matières nutritives renfermées dans le bulbe commençant à s'épuiser, l'accroissement des radicelles se ralentit. On voit donc que, même dans l'air humide, quand la croissance est rapide, les poils radicaux ne se développent pas. Par contre, si l'on fait végéter dans l'eau des bulbes de faibles dimensions ou des bulbes épuisés par une végétation antérieure dans ce liquide, les radicelles, ayant alors une croissance très lente, se couvrent de poils.

(2) On sait d'ailleurs que les radicelles du deuxième ordre n'ont qu'un faible géotropisme, et que le géotropisme des radicelles d'un ordre plus élevé est presque nul. Elles croissent donc dans leur direction initiale. Mais ce faible géotropisme des radicelles en général semble aussi être dû au peu de rapidité de leur accroissement, et non à leur nature propre ; car si l'on coupe la radicule ou le pivot, la plus vigoureuse des radicelles tend à prendre sa place. En même temps que, par suite de l'absorption des matières nutritives destinées à l'organe sectionné, l'allongement de cette radicelle augmente, son géotropisme augmente aussi ; ce qui est une nouvelle confirmation de la concordance entre le géotropisme et l'accroissement. On sait qu'un fait analogue se présente quand on supprime la flèche d'un Sapin.

(3) Dans ces expériences, les racines adventives se trouvant entourées de tous côtés

De ce qui précède, il résulte que l'hydrotropisme ne paraît pas être une faculté spéciale, instinctive, de la racine, ainsi qu'on semble l'avoir admis jusqu'ici. Il ne serait que le résultat du ralentissement de la croissance de cet organe, quand ce dernier pénètre dans un espace où l'eau lui fait défaut.

On ne doit pas davantage admettre une tendance des racines à se diriger vers les milieux fertiles. Pour la mettre en évidence, il faudrait prouver que lorsqu'une plante est placée dans une terre stérile, à quelque distance de laquelle se trouve un amas d'engrais sans communication directe avec elle, le développement des racines est plus rapide dans la zone de terre confinant à l'engrais. Or, c'est ce qui n'a pas été fait. Dans toutes les expériences où l'on a prétendu voir des preuves de cette propriété, il y avait toujours communication plus ou moins directe entre les deux sols, de sorte que les racines qui se développaient dans la zone avoisinant le milieu fertile, se trouvant dans un milieu plus nutritif, s'allongeaient plus rapidement. Parvenues dans la masse d'engrais, elles s'y multiplient.

Si l'on doit admettre que la transmission des matières nutritives solubles à travers un sol stérile est assez considérable pour y activer le développement des racines, il ne semble pas qu'il en soit de même des émanations gazeuses. C'est du moins ce qui paraît résulter de l'expérience suivante :

Ayant placé à l'une des extrémités d'une caisse renfermant du sable arrosé d'eau distillée, et dans lequel avait été semée une graine de Haricot, une masse de fumier qui en était séparée par une mince cloison de crin faiblement tassé, destinée à empêcher à la fois la dissémination dans l'air des vapeurs ammoniacales et toute communication par continuité entre les deux milieux, puis ayant incliné la caisse, de manière que la masse de fumier se trouvât placée au point le plus bas, afin que l'eau qui en sortirait ne pût pénétrer dans le sable, je n'ai pas constaté que les racines du Haricot se fussent plus développées dans la région avoisinant la cloison de crin que dans la région opposée.

Les considérations précédentes permettent d'expliquer plusieurs faits qui se présentent dans la pratique silvicole. On sait quelles difficultés on rencontre dans la transplantation de certaines essences à racines pivotantes, du Chêne par exemple, par suite de la rareté des radicelles, de ce qu'on nomme communément le chevelu. Le système souterrain de la

par l'air, on ne saurait attribuer l'absence de verticalité à la différence d'humidité des milieux au contact desquels elles se trouvent, à moins d'admettre que cette influence puisse s'exercer même à distance. Cet exemple suffirait donc à montrer que le défaut de géotropisme dont il s'agit n'est pas dû à une tendance spéciale des racines à se diriger vers le milieu le plus humide.

plante, se trouvant réduit à une longue radicule pourvue à peine de quelques maigres ramifications, ne peut absorber l'eau qu'insuffisamment, inconvénient qui est encore aggravé, pour peu que les radicelles viennent à être lésées lors de l'extraction, ce qu'il est impossible de complètement éviter. Le plant languit alors pendant plusieurs années et finit souvent par dépérir. Aussi, pour arriver à un développement plus considérable du chevelu, s'est-on servi de bien des procédés dont la plupart reposent sur l'emploi d'obstacles apportés à la croissance du pivot. C'est ainsi qu'on a proposé de garnir de briques ou de dalles le fond des pépinières, dans l'espoir que le pivot, en arrivant à leur contact, se trouverait arrêté, et que, par suite du balancement nutritif, des radicelles prendraient naissance. Mais on n'a pas tardé à reconnaître que, si l'accroissement du pivot est ralenti pendant quelque temps, cet organe ne tarde pas ensuite à s'allonger à la surface des briques. On a proposé aussi de le couper entre deux terres, à l'aide d'une bêche tranchante, mais cette opération est difficile et souvent dangereuse, car, outre que le plant est fortement ébranlé par l'opération elle-même, il faut user de tâtonnements pour arriver à rencontrer le pivot et à le sectionner, ce qui ne peut s'opérer sans lésions plus ou moins nombreuses des radicelles.

M. Levret a proposé un moyen plus rationnel et dont l'efficacité est maintenant hors de doute (1). Ayant remarqué que la végétation des arbres est souvent très florissante dans les sols rocheux, à condition que ces sols soient fissurés et que de la terre végétale entraînée par les eaux ait pu s'insinuer entre les fissures, il imagina de disposer la pépinière de la manière suivante :

Dans l'emplacement adopté et qui peut être tout à fait indifférent quant à la nature du sol (ce qui constitue déjà un grand avantage dans la pratique), la couche de terre végétale est enlevée sur une certaine épaisseur. Un encaissement se trouve ainsi produit. On en pilonne légèrement le fond, on dispose ensuite une couche de pierres cassées, enfin une certaine épaisseur de terreau dans laquelle sont semées les graines. Les eaux pluviales ne tardent pas à entraîner ce terreau dans les interstices des pierres. La radicule, après avoir rapidement traversé les deux premières couches, arrive au fond pilonné. A ce moment, sa croissance se trouve ralentie ; elle finit cependant par percer ce fond, et parvient au sous-sol stérile, dans lequel elle s'allonge encore, mais plus difficilement, en devenant grêle et filiforme. Dans la couche supérieure formée de pierres et de terreau, les radicelles sont au contraire très abondantes. Il est facile, d'après ce qui précède, d'en comprendre le motif. J'ai montré que la quantité d'eau qui

(1) Note sur deux nouveaux procédés ayant pour effet d'activer le développement des racines latérales du Chêne dans la culture en pépinière, par M. H. Levret, 1878.

se trouve dans un sol exerce une grande influence sur la ramification des racines, que dans un terreau très humide les radicelles et les poils radicaux sont rares (1). Or, dans le procédé de M. Levret, l'eau ne peut séjourner dans la couche de terre végétale, par suite de la présence des pierres qui lui ménagent un écoulement permanent. Le sous-sol n'est d'ailleurs pas assez pilonné pour la retenir. Cette condition est déjà propice au développement des radicelles. De plus les obstacles incessants que celles-ci rencontrent sur leur trajet, quand elles viennent à heurter les pierres, ralentissent leur croissance et favorisent par conséquent le développement de nouvelles ramifications et de poils radicaux. Le terreau exerce également une influence dans le même sens. On sait en effet que quand les racines traversent des couches successives de sable et de terreau, elles sont plus chargées de radicelles dans ce dernier milieu. Les particules de terreau sont plus rugueuses que celles de sable; aussi, comme les radicelles s'appliquent contre ces aspérités, on conçoit que leur allongement se trouve plus ralenti dans le premier de ces milieux, et, par suite, que leur nombre doit augmenter. De plus, comme il est très hygroscopique, il les empêche d'être en contact avec une trop grande quantité d'eau, et s'oppose encore pour ce motif à une croissance trop rapide. D'autre part, le terreau, étant un milieu riche en principes fertilisants, favorise le développement général de la plante, et par suite la production de matières nutritives. Il en résulte que les radicelles renferment une assez grande provision de ces substances et ont, pour les motifs ci-dessus, leur allongement entravé, toutes circonstances favorables à la production des ramifications.

L'intercalation dans le terreau de pierres agissant comme diviseurs empêche ce dernier de se tasser et favorise la pénétration de l'air dans la masse, ce qui est une condition de bonne végétation. On sait en effet que dans les terrains constamment mouillés, la croissance est peu vigoureuse, de même que dans les sols trop compactes, mais on ignore si cette action salutaire de l'air s'exerce directement sur les racines ou seulement sur les matières renfermées dans le sol en y provoquant certaines réactions favorables à la végétation. Quoi qu'il en soit, les racines des plantes terrestres semblent trouver assez d'oxygène dans l'eau, puisqu'elles s'y développent activement; et, si elles y revêtent un autre aspect que dans l'air, cela tient à ce que la croissance s'y effectue différemment. Elle y est plus rapide, ce qui ne saurait se concilier avec un état de souffrance.

M. Duchartre fait observer à M. Mer que dans quelques plantes (Cycadées, *Phœnix*, etc.) les racines se dirigent parfois normale-

(1) *Association française pour l'avancement des sciences*, 1880.

ment de bas en haut, et l'on a constaté qu'elles sont souvent renflées et munies de digitations.

M. Mer répond que cette dernière remarque vient à l'appui de l'explication qu'il vient de donner sur le géotropisme en apparence négatif de certaines racines. Les renflements qu'elles présentent correspondent à une diminution de leur accroissement, ainsi qu'il arrive dans plusieurs circonstances, par exemple quand on transporte dans un milieu nuisible, ou seulement différent, des racines peu vigoureuses. Dans ces conditions, le géotropisme de ces organes peut être presque annulé.

M. Cornu, à propos des renflements radicellaires dans les Cycadées cités par M. Duchartre, ajoute les détails suivants :

Les renflements particuliers qui se développent sur les racines des *Cycadées* sont dus à une cause tout à fait spéciale ; j'ai observé ces productions sur plusieurs genres cultivés au Muséum d'histoire naturelle, il y a déjà quelques années : j'en ai vu surtout de très beaux échantillons sur un petit pied de *Cycas circinalis* acheté au quai aux Fleurs il y a plus de quatre ans.

Les radicelles sont produites en grand nombre et demeurent très courtes : elles constituent des groupes fasciculés fort singuliers, qui ne paraissent pas doués d'accroissement et qui disparaissent pendant une partie de l'année. La cause de cette modification est due à la présence d'une Algue Phycochromacée qui vit dans le tissu même de la radicelle, au milieu de la partie corticale, et s'avance jusqu'au point végétatif lui-même.

J'avais reconnu cette cause si singulière, mais de très nombreuses occupations, des cours, des conférences, des rangements de collections, ne m'ont pas permis de suivre cette étude ; j'ai du reste été prévenu par M. Reinke, qui a publié dans le *Botanische Zeitung* une note sur ce sujet avec des figures.

La quantité d'eau contenue dans le sol ou apportée par les arrosages ne semble donc pas être la cause, directe du moins, de cette curieuse modification de la racine.

M. Duchartre croit se rappeler que, d'après des observations de Duhamel, les racines des arbres plantés sur le bord des cours d'eau, formant queue de renard, poussent horizontalement, et par conséquent paraissent faiblement géotropiques, quoique s'allongeant beaucoup.



M. Mer répond qu'il faut tenir compte, dans ce cas, de la rapidité du courant : lorsqu'elle est considérable, les racines, dont le poids est déjà diminué par l'immersion dans l'eau, sont sans cesse entraînées dans la même direction et ne peuvent arriver à toucher le sol pour s'y enraciner, aussi leur allongement est-il rapide, et par suite leurs ramifications sont peu abondantes. C'est ce qu'on observe notamment dans les Aulnes qui croissent sur le bord des torrents. A plusieurs centimètres au-dessus de la coiffe, on y rencontre encore des lambeaux de l'écorce primaire exfoliée, qui indiquent un accroissement rapide. Un peu plus haut, on trouve de nombreuses radicelles et un développement excessif de tissu cortical hypertrophié, qui, après avoir perforé les couches superficielles, fait hernie au dehors : ce sont des indices d'une multiplication cellulaire très active dans cette région. Plus haut encore, les radicelles ont disparu et la racine se trouve dépourvue de ramifications. Cet aspect résulte de ce que les substances nutritives se portant sans cesse à l'extrémité de l'organe, il n'en reste plus assez dans les parties plus anciennes pour entretenir la vitalité des radicelles.

Les racines qui pénètrent dans des canaux souterrains ou des tuyaux de conduite affectent également la forme en queue de renard, par suite de leur immersion dans l'eau.

On s'explique de même pourquoi les rameaux qui se développent dans les eaux courantes présentent des entrenœuds d'une grande longueur (*Ranunculus aquatilis*). Entraînés sans cesse par le courant et constamment immergés, ils s'allongent très rapidement.

En résumé, les organes caulinaires et radicaux, quand ils se développent dans les eaux courantes, sont donc remarquables par leur extrême longueur et leur pauvreté, parce qu'ils ne peuvent pas, les premiers s'élever dans l'air et les autres s'enfoncer dans le sol.

M. Duchartre rappelle qu'on coupe le pivot pour favoriser la reprise des jeunes plants de pépinière, et que dans les Landes on a semé des Pins sur des planches recouvertes d'un peu de terre, afin de produire un développement horizontal des racines ; puis on les replantait sur un sol peu profond, où ils ont très bien réussi.